ARTICULATA 9(1): 73 - 82 ÖKOLOGIE

Untersuchungen zur Makropterie von *Chorthippus parallelus* anläßlich eines Massenauftretens

Helmut Laußmann

Abstract

In 1991 a surprisingly great extent of macropterism was found for the usually short-winged grasshopper species *Chorthippus parallelus*, at two sites of the 'Steigerwald', a North Bavarian forest region. Closer inspections at various sections of the investigated areas revealed the value of macropterism to change between 0 and 87%, resp. 10 and 100%. For the first time, long-winged individuals were found to be able to fly. The results yield to the conclusion that macropterism is a dispersal mechanism in *Chorthippus parallelus*.

Zusammenfassung

Im Steigerwald (Unterfranken) wurde 1991 bei der normalerweise brachypteren Art *Chorthippus parallelus* in 2 Untersuchungsgebieten ein auffallend gehäuftes Auftreten makropterer Individuen gefunden. Innerhalb dieser Gebiete schwankte der Anteil makropterer Individuen je nach Probefläche zwischen 0 und 87 bzw. 10 und 100 Prozent. Es wurde erstmals festgestellt, daß langflügelige Individuen dieser Art flugfähig sind. Die Ergebnisse lassen darauf schließen, daß die Makropterie bei *Chorthippus parallelus* dem Dispersal dient.

Einleitung

Das Auftreten langflügeliger Individuen bei der normalerweise kurzflügeligen Art *Chorthippus parallelus* ist seit langem bekannt (z.B. KARNY 1912). Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Laborpopulationen, wo unter bestimmten Bedingungen langflügelige Individuen häufig auftreten (RITCHIE et al. 1987), werden im Freiland meist nur einzelne makroptere Tiere gefunden. Über ein Massenauftreten langflügeliger Individuen von *Chorthippus parallelus* (Anteil 55 Prozent der Gesamtpopulation) berichtete meines Wissens bisher lediglich KLINGSTEDT (1928).

Anläßlich eines ähnlichen Massenauftretens im Steigerwald im Jahre 1991 ergab sich die Möglichkeit, Untersuchungen zur Makropterie bei *Chorthippus parallelus* im Freiland durchzuführen. Dabei sollten vor allem die aus Laborbefunden gewonnenen Aussagen über Morphologie, Ursache und adaptiven Wert der Makropterie bei dieser Art (s. RITCHIE et al. 1987) im Freiland überprüft werden.

Untersuchungsgebiete und Methoden

Die Untersuchungen wurden zwischen dem 10. und 23. August 1991 im nördlichen Steigerwald (Unterfranken) in der Umgebung des Ortes Fabrikschleichach (Lkr. Haßberge) durchgeführt. Folgende 4 Untersuchungsgebiete (UG) mit insgesamt 10 Probeflächen wurden ausgewählt:

UG 1: 'Böhlgrund' (4,5 km NW von Fabrikschleichach; vgl. Abb. 1); 6 Probeflächen:

- Mittelfeuchte Waldwiesen G1a, G1b und G1c in einem Bachtal; Fläche insgesamt ca. 1,5 ha. Die Einteilung in drei etwa gleichgroße Untereinheiten wurde aus praktischen Gründen vorgenommen.
- Windwurf W1 (5 ha): einjährige Windwurffläche ca. 220 m von der Wiese G1a entfernt; nur lokal Graswuchs (detailierte Beschreibung bei LAUSSMANN 1993).
- Parkplatz P1 (70 m²): grasbewachsener, 1-4 m breiter Saumbereich eines unbefestigten Parkplatzes; ca. 400 m von der Wiese G1a entfernt.
- Waldweg R1 (100 m²): 2-3 m breiter grasbewachsener Rand eines Waldweges; ca. 50 m von Parkplatz P1 entfernt.

UG 2: 'Eschenauer Kreuzung' (5 km WNW von Fabrikschleichach); 2 Probeflächen:

- Wiese G2 (0,5 ha): Isoliert gelegene, mittelfeuchte Waldwiese.
- Windwurf W2 (4 ha): einjährige Windwurffläche nahe Wiese G2 (minimale Distanz 200 m); nur lokal Graswuchs (weiteres s. LAUSSMANN 1993).

UG 3: Waldrandgebiet (ca. 1 km W von Fabrikschleichach); 1 Probefläche:

- Wiese G3 (0,5 ha): mittelfeuchte bis feuchte Fettwiese.

UG 4: 'Schulterbachtal' (2 km SO von Fabrikschleichach); 1 Probefläche:

- Wiese G4 (0,5 ha): mittelfeuchte Waldwiese in einem Bachtal.

Die Untersuchungen umfaßten:

- Abschätzung der Populationsgröße: Mit Hilfe des Lincoln-Indexes (s. MÜHLENBERG 1989) wurde die Bestandsgröße der individuenschwachen Populationen ermittelt. Die dazu notwendige Markierung wurde mit einem Lackstift (Edding 751) auf dem Halsschild angebracht. Bei den individuenstarken Populationen der Wiesen (>500 Individuen) unterblieb eine nähere Schätzung.
- Bestimmung des Anteiles makropterer Individuen: Auf den Wiesen wurde eine nach dem Zufallsprinzip gezogene Stichprobe (mehrere Serien von je 10 Doppelschlägen mit dem Kescher) von jeweils mindestens 40 Individuen untersucht. Auf den Probeflächen mit kleinen Populationen gingen alle gefundenen Exemplare in die Auswertung ein.

- Messung der Länge der Vorderflügel am lebenden Tier mittels Schublehre bei insgesamt 38 ♂ und 72 ♀ (Meßgenauigkeit: 0,05 mm). Zusätzlich wurde notiert, ob die Vorderflügel am distalen Ende beschädigt waren.
- Test auf Flugfähigkeit durch gezieltes, oft mehrfaches Aufscheuchen. Der Stichprobenumfang beinhaltet hierbei alle makropteren Individuen (6 ♂, 16 ♀), die am 23.08.91 (warmer, sonniger Tag) auf der Windwurffläche W1 gefunden wurden. Die Messung größerer von den Tieren zurückgelegter Entfernungen erfolgte mit einem Maßband.

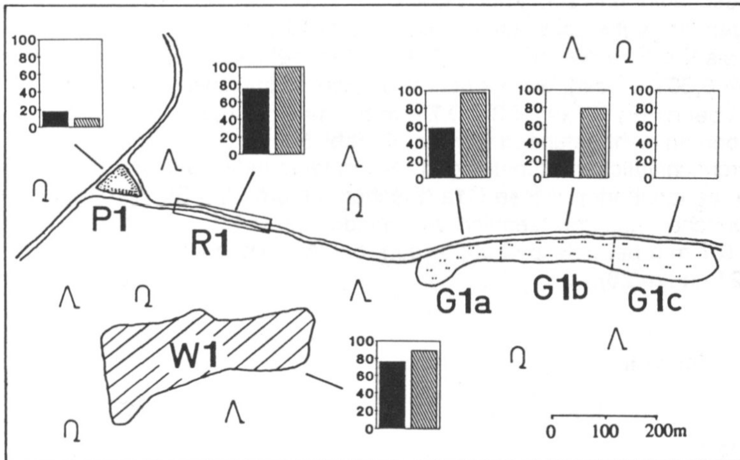


Abb. 1: Anteil makropterer Individuen von *Chorthippus parallelus* (schwarz: ♂; schraffiert: ♀) auf 6 Probeflächen im UG 'Böhlgrund' (Steigerwald) im August 1991 (Angaben in Prozent). Abk.: G1a, G1b, G1c = Wiesen; W1 = Windwurffläche; R1 = Waldwegrand; P1= Parkplatzgelände.

Ergebnisse

Populationsgrößen

Auf den untersuchten Wiesen war *Chorthippus parallelus* mit jeweils mehr als 500 Individuen als häufigste Art vertreten. Genauere Bestandsabschätzungen wurden jedoch nicht durchgeführt. Auf den übrigen Untersuchungsflächen (Windwurfflächen, Waldweg, Parkplatz) waren nur wenige Individuen bzw. kleine Populationen von *Chorthippus parallelus* zu finden (Tab. 1). Es wurden im gesamten Untersuchungszeitraum bei dieser Art nur Imagines angetroffen.

- Anteil makropterer Individuen an der Gesamtpopulation:

Makroptere Individuen traten in 2 der 4 Untersuchungsgebiete auf (Tab. 2). In diesen beiden Gebieten variierte der Anteil makropterer Individuen je nach Probefläche zwischen 0% und 87% (UG 'Böhlgrund') bzw. zwischen 10% und 100% (UG

'Eschenauer Kreuzung'). Dabei traten selbst bei nebeneinander liegenden Probeflächen stark voneinander abweichende Makropterie-Raten auf. Dies zeigte sich besonders beim Vergleich der drei Wiesenflächen im UG 'Böhlgrund' (Abb. 1). Der Anteil langflügeliger Individuen lag bei ♀ meist höher als bei ♂ (Tab. 2).

- Flügellängen:
Die Längen der Vorderflügel brachypterer und makropterer Individuen überschneiden sich nicht (Abb. 2). Die Flügel von zwei makropteren Männchen waren distal stark beschädigt und somit nur 11,00 bzw. 12,65 mm lang. Diese Meßwerte bleiben im folgenden unberücksichtigt. Während brachyptere ♂ normalerweise längere Flügel als die ♀ aufwiesen (x= 8,9 ± 0,8 mm bei n=18 gegen x= 6,2 ± 0,7 mm bei n=27; p<0,001; t-Test), war es bei makropteren Individuen umgekehrt (♂: x= 13,9 ± 0,5 mm bei n=18; ♀: x= 14,3 ± 0,7 mm bei n=46; p<0,05; t-Test). Mesoptere Individuen konnten nicht gefunden werden (s. Abb. 2).
Die durchschnittlichen Flügellängen makropterer Individuen auf dem Windwurf W1 und der benachbarten Wiese G1a (Flächen mit größtem Stichprobenumfang) waren bei Männchen nur unwesentlich verschieden (x= 14,0 ± 0,4 mm bei n=8 bzw. x= 13,8 ± 0,7 mm bei n=8; p>0,05; t-Test), bei Weibchen identisch (x= 14,4 ± 0,7 mm bei n=21 und n=20).

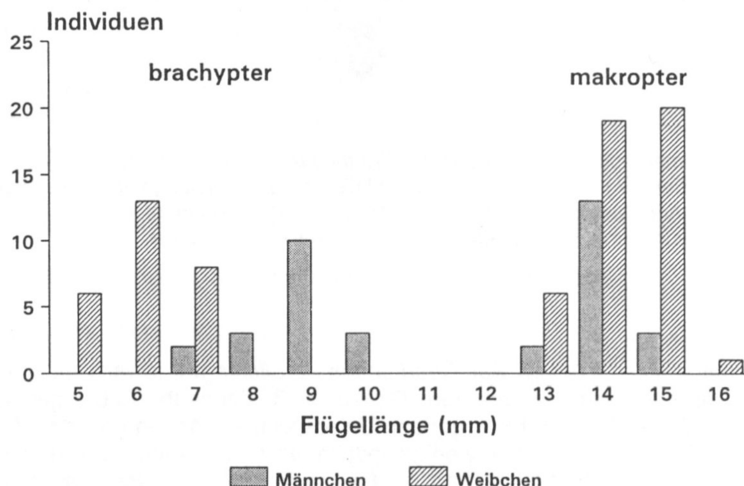


Abb. 2: Flügellängen brachypterer und makropterer Individuen von *Chorthippus parallelus* im Steigerwald 1991; die Meßwerte von 2 makropteren ♂ mit stark beschädigten Flügeln wurden nicht berücksichtigt.

- Flügelabnutzung:
Die Vorderflügel makropterer Individuen waren am distalen Ende oft beschädigt, was bei 50% der Männchen (n=22) und bei 87% der Weibchen (n=55) festgestellt wurde. Während auf dem Windwurf W1 der Anteil der Individuen mit abgenutzten Vorderflügeln bei Männchen und Weibchen gleichermaßen hoch lag, war die Abnutzungsrate auf der benachbarten Wiese G1a bei Männchen deutlich niedriger (vgl. Tab. 3). Brachyptere Individuen hatten stets unbeschädigte Flügel.

- Flugfähigkeit:
Die Mehrzahl der auf dem Windwurf W1 auf Flugvermögen untersuchten 22 makropteren Individuen von Chorthippus parallelus sprangen nach Aufscheuchen weniger weit als einen Meter. Hierzu gehörten alle 13 Weibchen, deren Hinterleib stark verlängert war. Dagegen flüchteten 3 Männchen und 2 Weibchen eindeutig fliegend. Die dabei maximal festgestellte Flugdistanz der ♂ betrug 11 m, die der ♀ 5 m.

Tab. 1: Bestandsgrößen von *Chorthippus parallelus* auf ausgewählten Probeflächen im Steigerwald 1991 (errechnet nach Lincoln-Index, s. MÜHLENBERG 1989)

Fläche	Erstfang	bei Wiederfang		Bestand
		markiert	unmarkiert	
UG 'Böhlgrund':				
Windwurf W1	36	11	28	128
Waldweg R1	11	4	8	33
Parkplatz P1	44	23	54	147
UG 'Eschenauer Kreuzung':				
Windwurf W2	9	2	0	9

Tab. 2: Anteil makropterer ♂ und ♀ von *Chorthippus parallelus* (%) auf Probeflächen im Steigerwald 1991 mit Angabe des Stichprobenumfangs (n); Test auf signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern: Fisher's Exakt-Test (-: $p>0,05$).

Fläche	♂ (n)	♀ (n)	
UG 'Böhlgrund':			
- Wiese G1a	57 (14)	97 (35)	p<0,005
- Wiese G1b	31 (36)	79 (38)	p<0,001
- Wiese G1c	0 (46)	0 (30)	-
- Windwurf W1	76 (17)	89 (36)	-
- Parkplatz P1	18 (33)	10 (42)	-
- Waldweg W1	75 (8)	100 (7)	-

UG 'Eschenauer Kreuzung':			
- Wiese G2	4 (25)	16 (25)	-
- Windwurf W2	100 (2)	100 (7)	-
UG 'Waldrand':			
- Wiese G3	0 (45)	0 (22)	-
UG 'Schulterbachtal':			
- Wiese G4	0 (26)	0 (14)	-

Tab. 3: Anteil der makropteren Individuen von *Chorthippus parallelus* mit distal beschädigten Flügeln auf zwei benachbarten Probeflächen im Steigerwald 1991 (Statistik: Fisher's Exakt-Test)

	Windwurf W1	Wiese G1a	
♂♂	90 %	25 %	p<0,05
	n=10	n=8	
♀♀	91 %	81 %	p>0,05
	n=23	n=21	
	p>0,05	p<0,001	

Diskussion

Analog zu den Feststellungen von KLINGSTEDT (1928) und CLARK (1942) im Freiland und RITCHIE et al. (1987) im Labor konnten bei *Chorthippus parallelus* keine mesopteren Individuen gefunden werden. Auch KARNY (1912) und HARZ (1960) erwähnen keine Zwischenformen. Demgegenüber berichtet FISCHER (in PUSCHNIG 1914), daß es neben den brachypteren auch regelmäßig mesoptere Individuen gibt, makroptere dagegen nur ausnahmsweise. Dies könnte darin begründet sein, daß FISCHER relativ langflügelige brachyptere Individuen als mesopter bezeichnete. Mesoptere Individuen erwähnt auch COLLINS (1945): Er fand unter 530 brachypteren und 45 makropteren Individuen zwei Weibchen mit Flügellängen von 10,0 bzw. 12,0 mm, wobei sich der erste Meßwert nach HARZ (1960) noch im Bereich brachypterer Weibchen befindet. Zusammenfassend scheint bei *Chorthippus parallelus* ein deutlich ausgeprägter Flügeldimorphismus vorzuliegen. Die Existenz von Zwischenformen erscheint zweifelhaft. Im Gegensatz dazu finden sich bei der Schwesternart *Chorthippus montanus* - ebenso wie bei verschiedenen Grillen- und Laubheuschreckenarten (z.B. EBNER 1950, PATTON 1975) - zwischen brachypter und makropter alle möglichen Übergänge (HARZ 1960).

Als mögliche Auslöser (proximate Faktoren) für das Auftreten von Makropterie bei normalerweise brachypteren Heuschrecken werden meist extreme, d.h. optimale oder pessimale Umweltbedingungen zur Zeit der Larvalentwicklung diskutiert. Genannt werden gute (z.B. PATTON 1975, McCAFFERY & PAGE 1978) oder schlechte Nahrungsverhältnisse (z.B. DINGLE 1985), klimatische Einflüsse (z.B. RAMME 1931, SCHMIDT & SCHLAGBAUER 1965) sowie hohe Populationsdichten (z.B. FUZEAU-BRAESCH 1961, SAEKI 1966, SÄNGER 1984). Bei *Chorthippus parallelus* leiten RITCHIE et al. (1987) aus Laborversuchen ab, daß makroptere Individuen bei optimalen Umweltbedingungen auftreten. Optimal sind in Mitteleuropa für *Chorthippus parallelus* insbesondere trockenwarme Jahre (KÖHLER & BRODHUN 1987). Im Jahr 1991 war es zur Zeit der Larvalentwicklung (Mai und Juni) allerdings im Steigerwald relativ naß und kalt. Dies unterstützt die Ansichten von RAMME (1931) und CLARK (1942), die das Auftreten makropterer Individuen bei *Chorthippus parallelus* mit feuchtkühlem Wetter in Verbindung bringen. Da im vorliegenden Fall nähere Informationen über Individuendichten und Nahrungsverhältnisse in den Monaten Mai und Juni fehlen, können abschließende Aussagen zum Einfluß dieser Faktoren nicht gemacht werden.

Makropterie wird bei Insekten meist als ein Dispersal-Mechanismus gedeutet (Übersicht bei HARRISON 1980). Generell lassen sich bei Heuschrecken die folgenden Unterschiede zwischen den brachypteren und makropteren Formen feststellen:

- Makroptere Individuen haben eine besser entwickelte Flugmuskulatur. Sie sind im Gegensatz zu den brachypteren Individuen (zumeist) flugfähig (z.B. ATZINGER 1952, CHAPMAN et al. 1978, DEARN 1978, TANAKA 1976, VOISIN 1982).
- Die Fertilität makropterer Individuen ist herabgesetzt (z.B. RAMME 1931, TANAKA 1976): Die Gonaden entwickeln sich langsamer und die Gesamtzahl der abgelegten Eier pro Weibchen ist deutlich geringer. Nach RAMME (1931) sind zudem makroptere Individuen relativ häufig infertil (vgl. aber GRANDCOLAS 1983, VOISIN 1981).

Auch bei *Chorthippus parallelus* wurde von RITCHIE et al. (1987) eine verringerte Fertilität makropterer Individuen festgestellt. Allerdings meinen dieselben Autoren, daß die Makropterie bei *Chorthippus parallelus* (ausnahmsweise) kein Dispersal-Mechanismus darstellt. Dieser Sonderfall wird durch die vorliegenden Ergebnisse nicht bestätigt. Vielmehr gibt es Hinweise, die für ein erhöhtes Kolonisierungsvermögen makropterer Individuen sprechen, wie eine nähere Betrachtung der Besiedlungsvorgänge auf den beiden untersuchten Windwurfflächen zeigt: Diese Flächen waren im Jahre ihrer Entstehung (1990) nach dem Abtransport von Totholz nahezu vegetationslos und damit für *Chorthippus parallelus* als Lebensraum ungeeignet. So konnte in jenem Jahr *Chorthippus parallelus* auf dem Windwurf W1 nicht gefunden werden (s. LAUSSMANN 1993). Es ist demnach davon auszugehen, daß die Kolonisierung von *Chorthippus parallelus* auf den beiden neuentstandenen Windwurfflächen zumindest größtenteils erst 1991 stattfand und damit zu 85 bzw. 100 Prozent durch makroptere Individuen erfolgte. Für die Dispersal-Funktion der Makropterie bei *Chorthippus parallelus* spricht außerdem, daß makroptere Tiere fliegen können.

Dies wurde von RITCHIE et al. (1987) noch angezweifelt. Die Flugfähigkeit ist zwar nur mäßig ausgeprägt, sie sollte aber die Ausbreitungsgeschwindigkeit beträchtlich erhöhen. Letztendlich läßt auch die bei makropteren Individuen festgestellte hohe Abnutzungsrate der Flügel, die normalerweise eine Alterserscheinung bei Heuschrecken darstellt (SCHMIDT & SCHLAGBAUER 1965), auf vorausgegangene Wanderungsbewegungen schließen.

Viele Fragen bleiben offen. Insbesondere sind die Ursachen für die kleinräumig stark schwankenden Anteile makropterer Individuen rätselhaft, die im UG 'Böhlgrund' festgestellt wurden: So waren einerseits in sehr unterschiedlichen Biotoptypen (Waldwiese, Windwurf und Waldwegrand) ähnlich hohe Anteile makropterer Individuen zu finden, andererseits traten auf den einander sehr ähnlichen und zudem nebeneinander liegenden Waldwiesen im UG 'Böhlgrund' enorme Unterschiede in der Makropterie-Rate auf. Eventuell fanden hier starke Wanderungsbewegungen statt. Denkbar wäre in diesem Falle eine Zuwanderung makropterer Individuen auf Windwurf, Waldweg und Parkplatz bei gleichzeitiger Abwanderung von Teilbereichen der Wiesen. Weiterhin stehen Erklärungen aus, warum bei Weibchen der Anteil makropterer Individuen in der Regel höher als bei Männchen liegt (vgl. KLINGSTEDT 1928, CLARK 1942).

Danksagung

Frau I. KÜHN und Herrn Dr. M. REICH danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Herr Dr. P. DETZEL gab wertvolle Literaturhinweise.

Verfasser:
Helmut Laußmann
FB Biologie/FG Naturschutz
Philipps-Universität Marburg
Lahnberge
35032 Marburg

Literatur

ATZINGER, L. (1952): Vergleichende Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Ausbildung der Flügel, Ausbildung der Flugmuskulatur und Flugvermögen bei Feldheuschrecken. Dissertation, LMU München; 90 S.

CHAPMAN, R.F., COOK, A.G., MITCHELL, G.A. & W.W. PAGE (1978): Wing dimorphism and flight in Zonocerus variegatus (L.) (Orthoptera: Pyrgomorphidae) - Bull. ent. Res. 68: 229-242.

CLARK, E.J. (1942): Occurence of Chorthippus parallelus (ZETT.) f. macroptera (Orthoptera, Acrididae) in Britain - Entomologist's Monthly Mag. 78: 161-166.

COLLINS, G.B. (1945): Some observations on macropterism in Chorthippus parallelus (ZETT.) (Orth., Acrididae) - Entomologist's Monthly Mag. 81: 179-182.

DEARN, J.M. (1978): Polymorphisms for wing length and colour pattern in the grasshopper Phaulacridium vittatum (SJOST.). J. Aust. ent. Soc. 17: 135-137.

DINGLE, H. (1985): Migration. In: KERKUT, G.A. & C.I. Gilbert (Hrsg.): Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, Vol. 9: Behaviour. (Pergamon Pess), Oxford.

EBNER, R. (1950): Über Makropterie bei Metrioptera (Orthoptera). Eos (Sonderbd.), Madrid: 267-274.

FUZEAU-BRAESCH, S. (1961): Variations dans la longueur des ailes en fonction de l'effet de groupe chez quelques espéces de Gryllides. Bull. Soc. zool. France 86: 785-788.

GRANDCOLAS, P. (1983): Sur la fecondité de la forme macroptére de Metrioptera (Roeseliana) roeseli (Orth., Tettigoniidae, Decticinae). L'Entomologiste 39: 141.

HARRISON, R.G. (1980): Dispersal polymorphisms in insects. Annual Reviews in Entomology and Systematics 11: 95-118.

HARZ, K. (1960): Die Tierwelt Deutschlands. 46.Teil: Geradflügler oder Orthopteren. (Gustav Fischer), Jena.

KARNY, H. (1912): Über die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. 33: 27-40.

KLINGSTEDT, H. (1928): Massupträdande av langvingade Chorthippus parallelus-individ. Not. Entomol. 8: 61-62.

KÖHLER, G. & BRODHUN, H.-P. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik zentraleuropäischer Feldheuschrecken (Orthoptera: Acrididae). Zool. Jb. Syst. 114: 157-191.

LAUSSMANN, H. (1993): Die Besiedlung neuentstandener Windwurfflächen durch Heuschrecken. Articulata 8(1): 53-59.

McCAFFERY A.R. & PAGE W.W. (1978): Factors influencing the production of long-winged Zonocerus variegatus. J. Ins. Physiol. 24: 465-472.

MÜHLENBERG, M. (1989): Freilandökologie. 2. Auflage. (Quelle & Meyer), Heidelberg; 432 S.

PATTON, R.L. (1975): Wing polymorphism in Acheta domesticus (Orthoptera: Gryllidae). Ann. entomol. Soc. Amer. 68: 852-854.

PUSCHNIG, R. (1914): Bemerkungen zur Arbeit H. Karny's: die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren. Zool. Jb., Abt allg. Zool. u. Physiol. 34: 515-532.

RAMME, W. (1931): Verlust und Herabsetzung der Fruchtbarkeit bei macropteren Individuen sonst brachypterer Orthopterenarten. Biol. Zbl. 51: 533-540.

RITCHIE, M.G., BUTLIN, R.K. & G.M. HEWITT (1987): Causation, fitness effects and morphology of macropterism in Chorthippus parallelus (Orthoptera: Acrididae). Ecological Entomology 12: 209-218.

SAEKI, H. (1966): The effect of the population density on the occurence of the macropterous form in a cricket Scapsopedus aspersus Walker (Orthoptera: Gryllidae). Jap. J. Ecol. 16: 1-4.

SÄNGER,K. (1984): Die Populationsdichte als Ursache makropterer Ökomorphosen von Tesselana vittata (Charp.) (Orthoptera, Tettigoniidae). Zool. Anz. Jena 213: 68-76.

SCHMIDT, G.H. & SCHLAGBAUER, A. (1965): Die Orthopteren-Fauna und Pflanzengesellschaften der Kahlschläge des Arbergebietes im Bayerischen Wald mit einem Beitrag zum Problem der Makropterie. Z. Morph. Ökol. Tiere 54: 643-668.

TANAKA, S. (1976): Wing polymorphism, egg production and adult longevity in *Pteronemobius taprobanensis* WALKER (Orthoptera, Gryllidae). Kontyû (Tokyo) 44: 327-333.

VOISIN, J.-F. (1982): Sur les formes macroptéres de Metrioptera bicolor et de M. roeseli (Orth., Tettigoniidae, Decticinae). L'Entomologiste 42: 111-112.